Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Über die Ablösung der Samen von der Plazenta, beziehungsweise vom Perikarp

Von

Adolf Hintringer

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität in Wien)

(Vorgelegt in der Sitzung am 17. Juni 1927)

I. Einleitung.

Von Mohl (I., II.), von Wiesner (I.—VI.), Molisch (I.) u. a. haben uns die anatomischen und physiologischen Verhältnisse beim Laubfall als einen typischen Ablösungsvorgang eines pflanzlichen Organes kennen gelehrt. Spätere Forscher beschäftigten sich mit dem Abfall, beziehungsweise der Trennung von Ästen, verholzten Zweigen, ganzen Blüten, Korollblättern, Filamenten und Früchten.

Doch ist in der Literatur außer beiläufigen Schilderungen keine Untersuchung bekannt geworden, wobei auf etwas breiterer Basis festgestellt worden wäre, ob auch der Abfall der Samen der reifen Früchte von ihren Plazenten, beziehungsweise Perikarp in Parallele zu den eben erwähnten Vorgängen zu setzen sei.[1]

Ehe ich jedoch auf meine Untersuchungen eingehe, muß ich mich etwas mit den oben besprochenen Erscheinungen auseinandersetzen, da sonst manches in meiner Arbeit, die im engsten Zusammenhang mit diesen Dingen steht, unverständlich bleiben müßte. Auch will ich einige Bemerkungen über verwendetes Material und Untersuchungsmethodik vorbringen.

Vor allem sei auf die Arbeiten von Mohl (I., II.), Wiesner (I. bis VI.) und Molisch (I.) hingewiesen, welche sich mit dem Abwerfen von Blättern, Zweigspitzen, Blüten- und Kelchblättern bei den verschiedensten Pflanzenfamilien und unter verschiedenen Bedingungen befassen. Es wird das Auftreten einer »Trennungsschichte« beobachtet, deren Zellen sich von den umgebenden Zellen unterscheiden (Mohl, I. bis VI.). Das »Trennungsgewebe« wird meist sekundär gebildet, seltener konnte es schon im jugendlichen Organ, also primär, beobachtet werden (Bretfeld, I.); die Trennung der Zellen erfolgt aktiv (Molisch, I., Bretfeld, I.). Löwi (I., II.) berichtet dann über einen ganz eigenartigen Ablösungsmodus beim Blattfall, auf welchen hier nicht weiter eingegangen werden braucht.

Die Resultate Höhnels (I., II.) stimmen mit denen von Mohl überein. Hannig (I.) konnte bei der Ablösung von Blütenstielen und Blättern bei ganz bestimmten Pflanzen nicht nur das Vorkommen einer »primären Trennungsschichte«, sondern auch die Auflösung ganzer Zellreihen innerhalb dieser beobachten. Letzteres Resultat ist besonders bemerkenswert.

---

[1] Herr Hofrat Dr. H. Molisch hatte nun die Güte, mich mit der Untersuchung dieser Verhältnisse zu betrauen. Ich kann es mir nicht versagen, dafür, sowie für seine stete Hilfe und Förderung im Verlaufe der Arbeit schon an dieser Stelle meinen geziemendsten Dank abzustatten. Gleichzeitig erlaube ich mir auch, Herrn Prof. Dr. G. Klein für seine Unterstützung meinen wärmsten Dank auszusprechen, ebenso Herrn Assistenten Dr. J. Kisser für seine Anleitung und Ratschläge.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Mit der Ablösung der Korollblätter, auf die hier nicht weiter eingegangen werden braucht, beschäftigte sich besonders eingehend Kubart (I.) und andere Forscher.

Dagegen berichten über das Auftreten eines »Trennungsgewebes« bei Früchten sehr wenige Forscher.

So konstatierte Vrgoč, daß die Ablösung von Kompositenfrüchten niemals in einer »Trennungsschichte« im Sinne von Mohl's vor sich geht, denn schon im meristematischen Knospenzustande werden in den untersuchten Objekten primäre Trennungsschichten angelegt, deren Zellen sich im Verlaufe des Wachstums nicht vergrößern. Hier erfolgt die Ablösung vom Außenrand beginnend und unterstützt durch chemische Veränderungen bestimmter Gewebepartien der Blüte und des Blütenbodens (Verholzung oder Verschleimung).

John (I.) dagegen gibt in seiner ausgezeichneten Arbeit über Ablösung von Kompositenfrüchten als mutmaßliche Ursache der Trennung der Zellen im Trennungsgewebe die Austrocknung der ganzen Pflanze an, in welchem Zustand der Wind vorzüglich, der einen Angriffspunkt in der Flugvorrichtung der Achäne finde, rein passiv die mechanische Lösung verursache.

Fehér (I.) untersuchte die Ablösung der Früchte von Holzpflanzen, bewirkt durch Abtrennung des Fruchtstieles vom Mutterzweig und fand sie verursacht durch die Tätigkeit von »Mohl'schen Trennungsschichten«. Die Lösung der Zellwände und Abrundung der Zellen ist dieselbe, wie etwa beim typischen Laubfall. Bei Kupulafrüchten (z. B. *Quercus, Castanea, Fagus* usw.) geht diesem Vorgange die Lösung der eigentlichen Früchte von der Kupula voraus. Hier ist es jedoch eine parallel mit der Fruchtreife fortschreitende Gewebedifferenzierung, welche die Trennung bewirkt. Am Boden der Kupula, dort, wo die einzelnen Früchte mit dem Fruchtstiel zusammenhängen, nehmen die parenchymatischen Elemente stark sklerenchymatischen Charakter an, verholzen, sterben ab und trennen sich von den lebenden Partien der Ansatzstelle.

Namikawa (I.) endlich beobachtete beim vorzeitigen Abstoßen von krankhaften Früchten eine, ich möchte sagen, pathologisch abgeänderte Mohl'sche Trennungsschichte. Sie ist schon bei jungen Knospen als eingeschnürtes Gelenk an der Resorptionsstelle zu erkennen, besteht später aus getüpfelten, mehr minder dickwandigen Zellen; doch treten unmittelbar vor der Loslösung Zellteilungen auf, verbunden mit Anhäufung von Stärke, Öl, Zucker. An dieser Stelle gehen die Zellen durch Lösen der Mittel- und Sekundärlamellen aus dem Verband.

Dieser knappe Überblick über die wichtigste Literatur der Ablösungsvorgänge im Pflanzenreich zeigt zweierlei in eklatanter Weise. Einmal, daß wir es bei Ablösungen von Organen mit einem biologischen Prozeß zu tun haben und daß das Ziel, nämlich die definitive Trennung von Organ und Pflanze, das einemal auf diese Weise, das andermal auf eine andere Art, doch immer sicher und einfach, erreicht wird; anders ausgedrückt, daß es nur auf das Endresultat, die Abtrennung, ankommt, aber nicht auf die gerade vorhandenen Differenzierungen. Wir dürfen die Ablösungen daher nicht klassifizieren nach nebensächlichen Merkmalen, wie es etwa der »primäre« oder »sekundäre« Charakter der »Trennungsschichte« wäre.

Dabei gelange ich zum zweiten Punkte: zur Unsicherheit der Auffassung bei der Beurteilung der verschiedenen Ablösungserscheinungen bei den einzelnen Autoren bis in die jüngste Zeit. Hier setzt eine Arbeit ein, die in dieser Hinsicht und im besonderen für das Verständnis der Ergebnisse meiner Untersuchungen von außerordentlicher Wichtigkeit ist.

Als sich nämlich Mühldorf (I.) mit den Ablösungsvorgängen gewisser Gallen von den Wirtspflanzen beschäftigte und seine Ergebnisse »in Einklang mit unseren Kenntnissen über die Ablösungsprozesse im Pflanzenreiche« zu bringen suchte, stieß er auf die eben genannten Unsicherheiten in der Terminologie. Daher unternahm er es, Pflanzentrennungen im weitesten Sinne zu untersuchen. In seiner Arbeit betont er vor allem die biologische Seite der Trennungserscheinungen mit der dadurch bedingten weiteren Fassung des Begriffes und arbeitet eine einheitlich verwendbare Terminologie aus. Da ich mich im weiteren Verlauf meiner Ausführungen seiner Ausdrücke bedienen werde, will ich einige Definitionen wichtiger Begriffe mit seinen Worten zitieren.

»Jedes Auseinanderweichen von ursprünglich verbunden gewesenen Zellen oder Geweben an den Mittelwänden oder quer durch das Zell-Lumen, gleichgültig welche Ursachen oder welchen Zweck sie haben mögen, nennen wir eine Trennung.«

»Die Entstehung der Trennungen kann Erscheinung der normalen Lebenstätigkeit sein oder einer krankhaften:

Normale und pathologische Trennungen.«

»Der Zweck der Trennung ist:

a) Bildung von Durchlüftungsräumen,

b) Ablösung von Pflanzenkörperteilen zum Zwecke der vegetativen Vermehrung,

c) Abwurf von desorganisierten, senilen oder geschädigten Organen,

d) Dehiszenz von Organen.«

»Die Trennung kann

a) in jedem Gewebe erfolgen, wo sie sich als ein einfaches Auseinanderweichen von Zellen repräsentiert, oder

b) es werden spezielle Zellen oder Gewebe ausgebildet, welche zufolge ihrer Lagerung, ihrer Textur, ihrer chemischen oder physikalischen Konstitution ihres Zellinhaltes oder besonders ihrer Wände (Mittellamellen) die besondere Funktion der Trennung zu erfüllen haben. Man nennt sie Trennungszellen, eventuell Trennungsgewebe.«

»Das Trennungsgewebe kann seiner Entstehung nach entweder primär sein, d. h. es hat sich im Verlaufe der Entwicklung des Organs parallel mit ihm gebildet, oder es kann sekundär sein, wenn es aus einem Folgemeristem entsteht, das zur Zeit der Trennung aus dem Gewebe der Trennungszone seinen Ursprung nimmt.«

»Die Trennung geht entweder in den Mittelwänden der Zellen vor sich, wobei diese entweder gelöst oder gesprengt werden« (Tekolyse, Schizolyse), »oder die Trennung geht quer durch die Zellen hindurch, indem die Zellwände zerbrochen oder aufgelöst werden« (Rhexolyse, Histolyse). »Die Trennungsvorgänge können entweder rein auftreten oder gemischt....

»Der Mechanismus der Vorrichtung in der Trennungszone (Trennungsmechanismus) kann entweder selbsttätig (aktiv) sein, wenn der Trennungsvorgang ohne Zuhilfenahme einer fremden Kraft erfolgt, sonst ist er passiv....., d. h. im ersten Fall ist das Trennungsgewebe gewöhnlich lebend, im zweiten gewöhnlich tot.«

»Aktive Mechanismen sind

a) der Schleimmechanismus, der auf Quellung von Schleim in den Zellen der Trennungsgewebe beruht, und

b) der Turgormechanismus, dessen Kraft dem Turgor der Zellen des Trennungsgewebes entstammt.«

»Passive Mechanismen beruhen

a) auf der Kraft der angrenzenden Bewegungsmechanismen (hygroskopische und Kohäsionsmechanismen).. ....,

b) auf fremder, äußerer Kraft, wie Stoß, Druck, Zug des Windes, usw.«

In der gleichen Arbeit berichtet Mühldorf auch über seine Beobachtungen bei der Ablösung der »Samen vom Funiculus« bei den Früchten von *Aesculus Hippocastanum*.

Nun wäre noch als letzte Arbeit »Die anatomisch-physiologischen Untersuchungen über den Funiculus der Samen« von Dahmen zu erwähnen (I.), zu welcher ich hier nur bemerken möchte, daß ich seine Ergebnisse bestätigen kann. Auf die näheren Details will ich aber erst gelegentlich meiner Untersuchungen später eingehen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

II. Material und Methodik.

Das Material, an dem die vorliegenden Untersuchungen ausgeführt wurden, stammt zum größten Teil aus dem botanischen Garten der Universität Wien, das übrige wurde im Freiland gesammelt. Ich war bestrebt, mich an besonders günstige Objekte (großer *Funiculus* mit großen Zellen usw.) zu halten, weil dadurch die Beobachtung erleichtert wird und die gewonnenen Resultate auf einer um so sichereren Grundlage ruhen.

Die meisten Untersuchungen wurden an Handschnitten ausgeführt, bei besonders kleinen Objekten und hartschaligen Samen und Früchten mußte ich doch zum Mikrotom und damit zur Einbettung greifen. In letzterer Hinsicht leistete mir die Zelloidinmethode die weitaus besten Dienste, besonders nach der Ausarbeitung von Kisser (I.).

Prinzipiell sei noch bemerkt, daß an allen später näher beschriebenen und auch nur angeführten Objekten nicht allein das Reifestadium, sondern auch jugendliche Vertreter und Zwischenstadien zur Untersuchung gelangten.

III. Eigene Untersuchungen.

Ich möchte vorausschicken, daß ich mich in der Reihenfolge, in der ich die untersuchten pflanzlichen Vertreter anführe, nicht von den Prinzipien der systematischen Botanik leiten lasse, sondern von rein praktischen Gesichtspunkten, da ein Zusammenhang in systematischer Hinsicht, wie vorauszusehen, nicht zu erkennen ist und ich die Darstellung der Typen bezüglich der Samenablösung, die teilweise recht klar hervortreten, für weitaus wichtiger und interessanter halte.

In Verfolg dieses Gedankens werde ich daher nicht alle untersuchten Pflanzen näher beschreiben, d. h. die dabei vorgefundenen speziellen, aber nebensächlichen Verhältnisse schildern, sondern mich auf die Herausstellung besonders typischer Vertreter beschränken, da eine halbwegs vollständige Liste ein Ding der Unmöglichkeit wäre und eine Vermehrung der Beispiele auf das zwei- oder dreifache wertlos ist, da sich diese Vertreter den gegebenen Typen einordnen.

Hippocastanaceae.

Aesculus Hippocastanum.

Untersucht man reife, aufgesprungene Kapseln von *Aesculus*, daran sich die Samen eben gelöst haben, so bemerkt man schon bei flüchtiger Betrachtung auf den Flächen, wo Samen und Fruchtblatt verbunden gewesen waren, einen weißen, mehligen Belag: es ist das Trennungsgewebe. Ganz reife, aber noch nicht entleerte

Früchte zeigen unter dem Mikroskop an Querschnitten durch Karpell und Samen an dieser Stelle keine besondere anatomische Differenzierung. Als Trennungsgewebe funktioniert einfach der gegen den Samen zu gelegene Teil des Karpidengewebes. Es zeigt das Bild eines typischen Parenchyms. Die Zellen haben rundlich-polygonale Gestalt und dünne Membranen, die reine Zellulosereaktion geben. An dieses Gewebe stößt unmittelbar und scharf das Gewebe der Testa. Wie erfolgt nun die Ablösung? Die Zellen des eben geschilderten Trennungsgewebes runden sich ab in jenem Reifezustand, in dem die Frucht die Samen entläßt, d. h. ihre Membranen verlieren an den Ecken den Zusammenhang und dieser Vorgang schreitet allmählich weiter, bis die Zellen nur mehr lose an einzelnen Punkten zusammenhängen, um sich schließlich ganz zu trennen. Das Gefäßbündel jedoch, das den Samen mit dem Fruchtblatt verband und die Ernährung des ersteren bis zur völligen Reife gewährleistete, zeigt keine aktive Trennung seiner Elemente voneinander. Es wird bei dem oben geschilderten Vorgang beiläufig an der in der Trennungslinie von Karpid und Samen gelegenen Stelle, doch unregelmäßig, mechanisch zerrissen. Es ist klar, daß in diesem Zustand auch die Eigenschwere des Samens genügt, um das letzte Stadium dieses Vorganges zu beschleunigen, beziehungsweise zu ersetzen, und daß mechanische Wirkungen von außen, z. B. das selbsttätige Abfallen der Frucht vom Baume und der damit verbundene Aufprall auf dem Boden die Abtrennung der Samen auch schon früher bewerkstelligen können. Doch ganz zu ersetzen ist die Kraft dieses typischen aktiven Trennungsmechanismus durch äußere Kräfte nicht; denn ein unreifer Samen ist nur mit Gewalt von der Plazenta zu trennen und die entsprechenden Zellen gehen bei diesem Experimente nicht intakt aus dem Verband, mit rundlich-kugeliger Gestalt, sondern zerreißen, wie dies bei Einwirkung von Gewalt auf pflanzliche Gewebe ja selbstverständlich ist.

Wir haben es hier zweifelsohne mit einem Trennungsgewebe zu tun, das mächtigste Trennungsgewebe übrigens (nicht der Quere, sondern der Fläche nach, an der Frucht und Same sich voneinander trennen!), das mir bei meinen Untersuchungen untergekommen ist. Doch zeigt sich, wie schon oben angedeutet, keine anatomische Differenzierung, denn alle Stadien, von der jungen bis zur reifen Frucht bieten an der Stelle der späteren Trennung das Bild eines Parenchyms, das sich in keiner wesentlichen Hinsicht von dem unterscheidet, das auch weiter entfernt liegende Karpidgewebsteile zeigen: es ist kein meristematisch gebliebenes Gewebe, es wird nicht meristematisch durch erst unmittelbar vor der Ablösung auftretende Zellteilungen. Die Trennung erfolgt in der Gewebeschicht des Fruchtblattes, die den Übergang bildet zum eigentlichen Testagewebe durch Auflösen der Mittellamellen der beteiligten Zellen. Der Trennungsvorgang ist nach unserer Terminologie als Tekolyse und der aktive Ablösungsmechanismus als Turgormechanismus zu bezeichnen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Liliaceae.

Ornithogalum Boucheanum.

Ornithogalum hat lokulizide Kapselfrüchte. Untersucht man noch nicht völlig ausgereifte Früchte, so findet man die Samen noch fest an den Plazenten haften. Schnitte in der Längsrichtung der Kapsel zeigen einen sehr kurzen Funikulus, der nur wenige Zellen umfaßt. Die mehr minder langgestreckten Zellen des Fruchtblattes gehen jedenfalls in diesem Funikulus (wenn man einen solchen überhaupt selbständig unterscheiden will) in kleinere, rundliche Gebilde über, an die sich ohne scharfe Grenze das Samen-, beziehungsweise Testagewebe anschließt. Pflanzen im Reifezustande haben ihre Kapseln noch immer saftig und geschlossen; schüttelt man eine solche Frucht, so bemerkt man jedoch, daß in diesem Stadium die Samen sich schon abgelöst haben müssen. Die vorsichtige Öffnung bestätigt dies. Die Samen erscheinen völlig ausgereift und zeigen eine braune Farbe. Die genaue Untersuchung von Plazenta und Same von Früchten, wo eben Ablösung vor sich gegangen ist, zeigt nun Verhältnisse, die unmittelbar an das bei *Aesculus* beschriebene Bild anzuschließen gestatten. Die oben erwähnten kleineren Zellen des Funikulus, dort, wo unmittelbar vorher der Same befestigt gewesen war, zeigen sich an Schnitten durch die Plazenta deutlich kugelig abgerundet, dünnwandig, plasmareich, mit relativ großem Zellkern und zweifelsohne lebend. Und auch der Same zeigt an seiner Ablösungsstelle ein charakteristisches Bild: die Zellen der Testa des anatropen Samens sind im allgemeinen ziemlich groß und ihre Membranen relativ dick und braun inkrustiert. An jener Stelle aber, an der er an der Plazenta befestigt gewesen war, sind sie zwar von gleicher Größe, aber die Membranen dünn, durchsichtig, aus reiner Zellulose bestehend, wie die Reaktion mit Chlorzinkjod zeigt. Doch ist wieder nicht eine scharfe Grenze zwischen diesen verschieden organisierten Zelltypen vorhanden, sondern ein allmählicher Übergang.

Die Ablösung erfolgt also im Gewebe des Funikulus, beziehungsweise der Plazenta, das als Trennungsgewebe funktioniert und im wesentlichen mit dem bei *Aesculus* vorgefundenen übereinstimmt: selbsttätige Lösung der lebenden Zellen voneinander: Tekolyse und Turgormechanismus. Das Gefäßbündel wird bei diesem Prozeß einfach durchgerissen.

Eine Wahrnehmung möchte ich hier anfügen, die vielleicht geeignet ist, schon an dieser Stelle etwas zum Verständnis der Kausalität dieses tekolytischen Ablösungsvorganges beizutragen. In manchen Kapseln finden sich verkümmerte Samen. Offenbar unbefruchtet gebliebene Ovula, die infolge des Ausbleibens der Befruchtung nur etwas über die Größe der Samenknospe hinausgewachsen sind. Diese verkümmerten Samen hängen in den meisten Fällen auch in ganz reifen Früchten noch an den Plazenten. Doch schon die leiseste Berührung genügt, sie abzutrennen. Und nimmt

man sich die Mühe, genaue Schnitte anzufertigen, wie oben bei den reifen Samen geschehen, so findet man ebendieselben Erscheinungen: Ablösung in abgerundeten, intakten, plasmareichen, durchsichtigen Zellen mit reinen Zellulosewänden. Es ist daher die Annahme nicht allzusehr aus der Luft gegriffen, daß die Ablösung der Samen in diesen Fällen allein bedingt ist durch den Reifeprozeß der Frucht, beziehungsweise der Pflanze als solchen. Daß es viele einzelne Faktoren sind, die diesen Reifungsprozeß bedingen und bewirken, ist klar. Als Hauptagens jedoch der Lösung der Zellen voneinander müssen wir auch nach unseren heutigen Vorstellungen ein zellulose-, beziehungsweise pektinlösendes Ferment annehmen, wie dies seinerzeit schon Molisch (I.) in seinen Untersuchungen über Laubfall ausgeführt hat.

Allium ursinum.

Bei dieser Pflanze finden wir bezüglich unserer Frage im wesentlichen die gleichen Verhältnisse vor wie bei *Ornithogalum*. Die Zellen der Testa sind entsprechend der geringeren Samengröße kleiner als bei der genannten Pflanze, zeigen jedoch gleich braun inkrustierte Membranen und nur die Elemente gegen die Ablösungsstelle hin sind wieder mit reinen Zellulosewänden ausgestattet, dünnwandig und großkernig. Auch die Zellen des Plazentagewebes sind wieder kleiner als die übrigen Karpidenzellen, dünnwandig, großkernig und plasmareich. Es fungiert auch hier dieses verbindende Funikulusgewebe als Trennungsgewebe. Bei der Ablösung bleibt der größere Teil desselben am Fruchtblatt, ein kleinerer Teil wird oft vom Samen mitgenommen.

Als besondere Eigentümlichkeit jedoch muß ich anführen, daß bei diesem Objekte die Karpidenzellen im Umkreise der Plazenta ungemein verdickt sind und getüpfelt erscheinen. Ob diese Tüpfelung bezüglich der physiologischen Seite des Ablösungsvorganges eine bestimmte Bedeutung hat, will ich nicht entscheiden. Daß aber diese stark verdickten Zellen in mechanischer Hinsicht die Abtrennung erleichtern, ist wohl zweifellos. Denn ein Gewebe von kleineren zarten, sehr dünnwandigen, plasmareichen Zellen, wie es das Trennungsgewebe hier vorstellt, gibt an der Grenze gegen das weitaus stabilere Fruchtblattgewebe mit seinen größeren, stark verdickten Zellen eine mechanisch besonders leicht angreifbare Fläche, eine Konstruktion, die dadurch an Bedeutung gewinnt, daß bei dieser Pflanze die Samenablösung nicht wie bei *Ornithogalum* in der noch geschlossenen Frucht, sondern in der bereits geöffneten Kapsel vor sich geht, wobei Öffnungsbewegungen derselben und Krümmungen der Karpiden infolge allmählicher Eintrocknung sichtlich eine Rolle spielen.

Neben dem zweifelsohne vorliegenden Trennungsgewebe mit Tekolyse und Turgormechanismus müssen wir bei der Ablösung der Samen dieser Pflanze auch schon passive Mechanismen in Betracht ziehen, wie Krümmungen, welche durch im Verlaufe des

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

endgültigen Reifungsprozesses auftretende Vertrocknung der Gewebe bedingt, Spannungen auslösen, die den einfachen Turgormechanismus unterstützen.

Hosta coerulea.

Wieder einen Schritt weiter führt uns die Betrachtung der Ablösung der Samen bei *Hosta*. Die relativ großen Samen lösen sich bei dieser Pflanze im wesentlichen unter den gleichen Modalitäten von der Plazenta ab, wie wir dies bisher bei den Liliaceen sehen konnten. Wir beobachten wieder das Ausdemverbandgehen der gegen Karpid- und Testaelemente kleineren Zellen des eigentlichen Plazentagewebes, die plasmareich, großkernig und ganz dünnwandig erscheinen. Doch bleibt trotz dieser ganz einwandfrei zu beobachtenden Tekolyse der Same an der Plazenta haften, so daß bei noch geschlossenen Kapseln und teilweise je nach äußeren Ursachen auch bei schon geöffneten Früchten die Samen mit der Pinzette vom Fruchtblatt getrennt werden müssen, obwohl der Zellenverband schon gelöst erscheint. Dies rührt daher, weil das Gefäßbündel, das Same und Karpid verbindet, durch außerordentlich starkes Hervortreten seiner mechanischen Elemente eine relativ große Kraft voraussetzt, wenn es durchgetrennt werden soll. Eine Lösung der Elemente im Gefäßbündel tritt eben nirgends und so auch hier nicht ein, und der Turgormechanismus vermag allein das Bündel nicht zu durchreißen. Es müssen daher fremde Kräfte dazukommen, um die endgültige Trennung von Frucht und Same durchzuführen, trotzdem Tekolyse im größten Teile des verbindenden Plazentagewebes auftritt. Als solche äußere Kräfte haben wir in erster Linie mechanische zu betrachten, also etwa vorüberstreichende Tiere und starke Luftbewegungen, in weiterer Hinsicht die nach der allmählichen Eintrocknung auftretenden Schädigungen von außen, Auftreten von Mikroorganismen, also Fäulnis u. dgl.

Ich kann es nicht unterlassen, in diesem Zusammenhang auf eine Pflanze hinzuweisen, die zwar nicht hieher gehört, welche aber in extremer Fortführung der eben besprochenen Erscheinung die ökologische Anpassung zeigt, wenn wir von einer solchen sprechen wollen, die damit verbunden sein kann. Man beobachtet, worauf mich Prof. Molisch aufmerksam gemacht hat, bei *Magnolia Soulangiana* im gänzlich reifen Stadium die Samen noch immer an den Sammelfrüchten haften. Und zwar hängen diese roten und sogar auffallend lebhaft gefärbten Samen nach ihrer Ablösung vom Plazentagewebe am Gefäßbündel, jedoch nicht am ganzen Bündel, sondern an den abgerollten Verdickungsleisten der Gefäße. Ein ganzes Aggregat dieser überaus leicht abrollbaren Leisten des Gefäßbündels, das selbst gerissen ist, läßt den Samen weit herabbaumeln und im Winde hin und her schwingen. Die leichte Abrollbarkeit der Leisten ist ganz überraschend. Man kann lange Schraubenbänder am Samen ziehen, der oft 5 *cm* schon von der ehemaligen Verbindungsstelle entfernt ist, bis endlich der letzte dieser Fäden

gerissen und damit die endgültige Trennung der Samen von der Frucht bewerkstelligt ist. Wir werden wohl nicht fehlgehen in der Annahme, daß diese letzte Funktion, die ein Gefäßbündel der Pflanze leisten kann, mit der Verbreitung der Samen zusammenhängt; denn die noch an der Sammelfrucht baumelnden, lebhaft gefärbten Samen sind wohl auffälliger für Tiere als etwa am Boden liegende.

Damit ist aber die Funktion dieses Gefäßbündels noch immer nicht zu Ende. Man kann nämlich beobachten — auf diese Erscheinung verweist auch Dahmen (I.) in seiner Arbeit —, daß diese abgerollten Leisten allmählich verholzen. Denn solche Elemente aus noch nicht ganz gereiften Früchten geben noch keine Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion, während ältere solche Fasern immer stärkere Reaktion zeigen. Die Leisten werden sohin mit zunehmender Reife der Pflanze immer verholzter und können schließlich vom Wind und anderen äußeren Kräften ganz leicht abgebrochen werden. Ein wohl ganz eigenartiges Zweckmäßigkeitsphänomen.

Eine ganz ähnliche Funktion des Gefäßbündels findet man bei *Evonymus vulgaris.*

Colchicum autumnale.

Ich untersuchte die im Spätsommer gesammelten Früchte dieser Pflanze, die ganz geschrumpft und wohl reif, aber dennoch geschlossen waren und die ebenfalls den völlig reifen Samen noch fest mit der Plazenta verbunden zeigten. Hier findet nach meinen Beobachtungen überhaupt keine Ablösung statt. Die Samen hängen mit einem ziemlich langen Funikulus an der Plazenta. Aus dem Funikulus des Ovulums geht nach Netolitzky (I.) bei der Entwicklung der Samen jene Arillusbildung hervor, die an den reifen Samen zu sehen ist. Der Funikulus der untersuchten Objekte nun besteht im wesentlichen aus Zellen von parenchymatischer Beschaffenheit mit deutlichen Zellkernen und großem Plasmagehalt, die allmählich in die weitaus größeren und inhaltsreicheren Zellen dieses Arillus übergehen. Nur das Gefäßbündel im Samen ist von Zellen gleich denen des Funikulus begleitet. Dieses Funikulus-Arrilargewebe zeigt an keiner Stelle Differenzierungen oder sonstige Organisationsmerkmale, die auf eine Lösung der Zellen voneinander und damit auf eine selbsttätige Ablösung der Samen hindeuten würden.

Von Pflanzen, die teils in diese Familie gehören, teils in nahe mit ihr verwandte, und die bei der Untersuchung Verhältnisse zeigten, wie ich sie bis jetzt von den Typen aus der Familie der Liliaceen schilderte, führe ich an: *Allium Schuberti, Muscari praecox, Tulipa silvestris, Asphodeline lutea, Narcissus poeticus, Galanthus nivalis, Leucoium vernum* und *Iris germanica.*

Ophiopogon jaburan.

Diese Pflanze hat im Gegensatze zu allen bisher betrachteten Liliaceen einsamige Beerenfrüchte. Dort, wo Testa- und Karpidgewebe aneinandergrenzen (und das ist eine relativ zur ganzen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Samenoberfläche ziemlich große Fläche) findet sich ein parenchymatisches, nur wenige Zellflächen dickes Gewebe, das in der Größe seiner Zellen und deren Organisation nicht von den benachbarten Geweben unterschieden ist, nur durch seine braungefärbten Zellmembranen auffällt. Die Braunfärbung dieses Plazentagewebes hängt mit der Reifungserscheinung zusammen und deutet darauf hin, daß in diesem Stadium der Same seine endgültige Ausbildung und Größe erlangt hat und das zuführende Gewebe also funktionslos geworden ist.

Es ist nur verständlich, daß hier keine Ablösung des Samens eintritt: Eine einsamige Frucht fungiert ökologisch wie ein einzelner Same und die Verbreitung der Frucht als solcher bedeutet damit die Verbreitung des Samens, so daß hier — wenn ich mich so ausdrücken darf — keine Veranlassung vorliegen kann, eine Ablösung des Samens durchzuführen.

Paris quadrifolia.

Auch in dieser Beerenfrucht findet sich keine Ablösung der Samen. Die Beeren enthalten viele im saftigen Fruchtfleisch eingebettete Samen, die alle mit einem relativ langen Funikulus an der Plazenta hängen. Eine Trennung der Samen von der Plazenta und damit eine Entleerung der Samen kann nur künstlich bewerkstelligt werden, wenn man sich die Mühe nimmt, alle Samen mit der Pinzette von ihren Plazenten abzureißen und zu entfernen. Dabei leisten die plasmareichen, ungemein großkernigen Funikuluszellen kaum viel Widerstand, was nach ihrer Dünnwandigkeit auch gar nicht vorauszusetzen ist, und reißen oder lösen sich voneinander meist ziemlich nahe am Samen. Ebenso reißt das Gefäßbündel dabei entzwei, auch nahe am Samen, da dort infolge Aneinandergrenzen von zarten Funikulus- und starren Testazellen eine Zone geringsten mechanischen Widerstandes gegeben ist.

Da ich bei meinen zahlreichen Untersuchungen von Beeren bezüglich der Dinge, die auf unser Thema Bezug haben, überall die gleichen, oben angedeuteten Verhältnisse vorfand, will ich gleich hier abschließend meine Meinung bezüglich der Ablösung oder besser Nichtablösung der Samen von Beerenfrüchten niederlegen.

Bei den Beeren erfolgt keine irgendwie geartete Trennung der Samen von der Plazenta, d. h. Frucht und Same bleiben miteinander verbunden, bis äußere Faktoren sie trennen: Vögel, denen viele Beerenfrüchte zur Nahrung dienen, sorgen für eine weite Verbreitung der Samen, da dieselben mit den Fäkalien wieder abgesetzt werden, nachdem sie den Verdauungstrakt der Tiere ohne Schädigung passiert haben. Ja es gibt bekanntlich Samen, die dieser Darmpassage bedürfen, um überhaupt keimfähig zu werden. Und tritt nun dieser Umstand nicht ein, so ist eine vertrocknete und abgefallene Beere von Mikroorganismen im Verein mit allen anderen hier in Betracht kommenden Faktoren innerhalb kürzester

Zeit zerstört, so daß einer Keimung der nun frei gewordenen Samen nichts im Wege steht, nachdem sie inzwischen einzeln wieder verbreitet worden sein können und in dieser kurzen Zeit sicher nicht geschädigt wurden oder ihre Keimfähigkeit eingebüßt haben. Abgesehen von diesen Umständen dürfen wir bei der Organisation der Beerenfrüchte eine Ablösung der einzelnen Samen nicht erwarten, weil — anthropomorph gesprochen — eine Ablösung der Samen nur einen Sinn haben kann, wenn dieselben von der früher oder später geöffneten Frucht entlassen werden können. Daher wir bei Kapseln und ökologisch gleich organisierten Früchten Ablösung der Samen in irgendeiner Form erwarten können, bei Beeren jedoch nicht.

Ich will noch bemerken, daß Dahmen (I.) in seiner Arbeit eingehend den Funikulus verschiedener Beerenfrüchte beschreibt. Über das Problem des Freiwerdens der Samen verliert er keine Worte, was begreiflich erscheint, da es mit dem Nabelstrang in keinem Zusammenhang steht und daher für seine Betrachtung kein Interesse bietet.

Von Pflanzen mit Beerenfrüchten untersuchte ich noch: *Ribes rubrum, Ribes Grossularia, Symphoricarpus racemosus, Osteomelis anthyllidifolia, Lonicera alpigena, Bryonia dioica, Cucumis sativus, Myrsine africana, Eugenia australis, Solanum Lycopersicum, Solanum Pseudocapsicum* var. *Hendersonii, Atropa Belladonna, Sambucus nigra, Asparagus Sprengeri* und *Ophiopogon japonicum.*

Ranunculaceae.

Helleborus niger.

Helleborus zeigt die Samen in zwei Reihen an der Bauchnaht der Kapselfrüchte. Betrachten wir Schnitte durch Samen und Plazenta, beziehungsweise Fruchtblatt, so fällt uns in halbreifen Stadien eine Einschnürung auf, dort, wo das Samengewebe in das Gewebe des mäßig langen Funikulus übergeht. Es ist klar, daß eine solche Einschnürung die Abtrennung der Samen besonders begünstigt, da an dieser Stelle infolge der geringen Mächtigkeit des verbindenden Gewebes eine Zone geringsten mechanischen Widerstandes geschaffen ist. Und die Zellen an dieser Stelle sind besonders klein, plasmareich, großkernig und dünnwandig und gehen allmählich in die größeren Zellen des Samens und Funikulus über. Schon nach diesem Befunde dürfen wir bei der Reife eine selbsttätige Samenablösung erwarten. Und sie ist auch einwandfrei bei völlig ausgereiften Früchten zu konstatieren. Noch ehe die Früchte sich öffnen oder zumindest in dieser Zeit fallen die Samen ohne Einwirkung äußerer Kräfte ab: Durch Tekolyse in diesem kleinzelligen Trennungsgewebe, mit aktivem Turgormechanismus, der genügt, auch das Gefäßbündel zu zerreißen und somit die endgültige Trennung der Samen von der Frucht zu bewerkstelligen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Paeonia arborea.

Diese Pflanze zeigt im wesentlichen dieselben, oben für *Helleborus* geschilderten Verhältnisse: Einschnürung, plasmareiche, dünnwandige, kleine Zellen des Trennungsgewebes. Nur tritt hier wohl noch ein Umstand hinzu, der den Ablösungsvorgang wieder modifiziert und neuerdings zeigt, daß selbst für ganz nahe verwandte Pflanzen in bezug auf Samenablösung kein einheitliches Schema zu konstruieren ist, daß die Ablösung der Samen ein biologisch-ökologischer Prozeß ist, der, wenn er überhaupt aktiv auftritt, auf die günstigste Weise, hier so und dort anders, realisiert wird. Die Balgkapseln von *Paeonia* bleiben lange geschlossen und sollte der aktive Turgormechanismus nicht ausreichen, die Samen von der Plazenta abzutrennen, so greift die Vertrocknung ein, die bald nach der völligen Reife die Pflanze mehr minder erfaßt, und damit verbunden Schrumpfungsbewegungen der ganzen Kapsel, welche die ganz in die mächtige Frucht eingelagerten Samen einfach von der Plazenta abheben. Daher bieten bei der Untersuchung in solchen Stadien die vertrockneten Reste des Trennungsgewebes an Plazenta und Samen manchmal ein Aussehen, das nicht auf eine rein aktive Lösung der Zellen voneinander schließen läßt.

Adonis vernalis.

Adonis hat einsamige Schließfrüchte. Hier ist weder eine aktive noch passive Trennung des Samens von der Frucht zu konstatieren. Die Samen bleiben dauernd allseitig im festen Verband mit dem Perikarp. Wie wird hier für eine Einzelverbreitung der Samen gesorgt? Es trennen sich die Früchte voneinander, beziehungsweise von der Blütenaxe auf genau die gleiche Weise, wie wir dies bis jetzt von aktiv sich ablösenden Samen gehört haben. Die Früchte trennen sich aktiv von der Axe in dem als Trennungsgewebe funktionierenden Verbindungsgewebe: Die Zellen sind dort kleiner als die allmählich größeren, anschließenden Elemente und gehen ohne weitere Modalitäten, ohne Abrundung oder dergleichen, aus dem Verband. Das Gefäßbündel wird dabei ebenfalls abgerissen. So läßt ein reifer Fruchtstand von *Adonis* bei der geringsten Berührung seine einsamigen Schließfrüchtchen abfallen und sorgt damit für die Verbreitung des einzelnen Samens ebensogut, als die anderen *Ranunculaceae* mit der Ablösung und Entlassung der Samen aus der Frucht.

Es wurden mit ähnlichen Ergebnissen untersucht: *Paeonia Emodi, Helleborus viridis, Caltha palustris, Aquilegia vulgaris* und *Eranthis hiemalis.*

Caprifoliaceae.

Viburnum Lantana.

Diese Pflanze ist charakterisiert durch Steinfrüchte mit einem Stein und auch hier bleiben Frucht und Same ständig miteinander

verbunden. Und wieder ersetzt die aktive, besonders auffällige Ablösung der Früchte die Abtrennung der Samen. Es sind in allen Hinsichten dieselben Bilder, wie sie bei *Adonis* sind. Nur ist nicht einmal eine wesentliche Verkleinerung der Zellen im Trennungsgewebe zu sehen. Die Pflanze zeigt also keinen neuen Typ und ich führe das Beispiel nur deshalb an, damit wieder das ökologisch-biologische Moment der Ablösungen recht klar hervortritt, um wieder zu zeigen, daß keine Schematisierung dieser Vorgänge vorgenommen werden darf, und daß die Gleichheit dieses Vorganges und dessen Mannigfaltigkeit eben in seinem Zweck bedingt ist, beziehungsweise eine Erklärung finden kann.

Caryophyllaceae.

Melandryum album.

Die Kapseln dieser Pflanze zeigen an der zentralen Plazenta viele Samen, die an einem ungewöhnlich langen Funikulus hängen. An diesem Funikulus differenziert sich im Laufe der Entwicklung der Frucht knapp am Samen eine Einschnürung heraus: wieder eine Zone geringsten mechanischen Widerstandes. Wir finden das Funikulusgewebe an dieser Stelle aus zarten dünnwandigen Zellen aufgebaut, die wieder kleiner sind als die angrenzenden Elemente. Und hier erfolgt die Ablösung: Tekolyse und aktiver Turgormechanismus. Das Gefäßbündel wird dabei zerrissen. Es ist selbstverständlich, daß auch in diesem eindeutigen Fall die mit der völligen Reife verbundene Schrumpfung von Plazenta und Funikulus und die dadurch hervorgerufenen mechanischen Einwirkungen auf die Samen die aktive Trennung derselben unterstützen können. Eine sichere Trennung oder gar prozentuelle Aufteilung aller in Betracht kommenden Einzelfaktoren ist nirgends in der Natur und so auch hier nicht möglich. Das Herausgreifen eines Faktors will ja nur besagen, daß er uns besonders auffällig wurde, daher ihm in erster Linie das Endergebnis zuzuschreiben ist.

Wörtlich gleiche Ergebnisse wären zu berichten von *Melandryum rubrum, Silene nutans* und *Silene vulgaris.*

Papaveraceae.

Corydalis cava.

Die charakteristischen Samen dieser Pflanze mit ihrem Anhängsel an der Basis für die Verbreitung durch die Ameisen hängen nur in einem sehr kurzen und im Querschnitt außerordentlich kleinen Gewebezylinder an der Plazenta, zeigen also wieder infolge Einschnürung ihres wenig mächtigen Nabelstranges eine mechanisch labile Zone. Dieses verbindende Gewebe besteht aus kleinen Zellen mit den schon bekannten Merkmalen und funktioniert bei der Reife als Trennungsgewebe. Die Ausbildung des Trennungsgewebes ist gerade in diesem Falle besonders typisch und wir dürfen uns nicht

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wundern, daß wir bei der Öffnung der Kapsel fast alle Samen schon abgelöst vorfinden. Oft kann man durch leichtes Schütteln der noch geschlossenen Früchte die bereits vor Öffnung derselben vollzogene Abtrennung der Samen konstatieren.

Chelidonium maius.

Chelidonium zeigt alle Merkmale der eben besprochenen Pflanze, was die Ausgestaltung von Plazenta und Same für die Ablösung derselben betrifft. Nur tritt wieder eine mechanische Verstärkung hinzu, ähnlich wie wir sie bei *Allium* zu sehen Gelegenheit hatten: die an das Trennungsgewebe unmittelbar angrenzenden Karpidenzellen zeigen auffallend dicke Membranen mit zahlreichen Tüpfeln, eine Ausbildung, die in ihrer mechanischen Wirkungsweise ganz klar zu verstehen ist, besonders wenn man beobachtet, daß die Samen erst nach der Öffnung der Kapsel ihre Abtrennung erfahren, parallel mit dem nach der völligen Fruchtreife einsetzenden Vertrocknungsprozeß der ganzen Pflanze. Eine Vertrocknung und demgemäße Schrumpfung erfolgt in erster Linie im plasmareichen Trennungsgewebe, dessen dünnwandige Elemente untereinander und besonders aber gegen das mechanisch davor gesicherte Karpidengewebe mit seinen dickwandigen Zellen Spannungen ausgesetzt werden, die den sicher auch hier wirkenden aktiven Turgormechanismus bedeutend unterstützen müssen.

Papaver somniferum.

Die relativ kurzen Funikuli, die die zahlreichen Samen vom Mohn mit der Plazenta verbinden, zeigen keine so ausgeprägte Einschnürung, wie wir sie etwa bei *Corydalis* und *Chelidonium* kennengelernt haben. Auch die Zellen im Verbindungsgewebe von Plazenta und Samen sind von keiner so auffallenden Kleinheit wie bei jenen Objekten. Wie erfolgt nun die Ablösung der Samen, die sich bekanntlich bei völliger Reife bereits lose in der Kapsel vorfinden?

Ich kann mich hier den Beobachtungen von Dahmen (I.) anschließen, die bezüglich der Abtrennung der Samen dieser Pflanze in seiner Arbeit zu finden sind. Die Ablösung ist hier gewiß zum größten Teile ein passiver Vorgang, bedingt durch die Vertrocknung der Frucht bei völliger Reife, im besonderen durch die Vertrocknung und das starke Zusammenziehen der mächtigen Plazentamasse, die infolge ihrer spezifischen Ausbildung — sie zeigt lockeres Schwammparenchym mit großen Interzellularen — besonders dazu befähigt ist. Daß diese Vertrocknung sich auch auf das Funikulusgewebe erstreckt, ist klar und die demnach auftretenden Spannungsdifferenzen gegen den mechanisch und damit gegen Schrumpfung weitaus besser ausgerüsteten Samen würden allein zur Erklärung der Samenablösung ausreichen.

Es tritt aber noch der Umstand dazu, daß die Plazenta ganz ungemein dicht mit Samenknospen bedeckt ist. Nicht alle Ovula

liefern reife Samen, einerseits weil sie vielleicht nicht befruchtet wurden, anderseits weil sie in der Konkurrenz um Platz und Nahrung zu kurz gekommen sind. So bedecken die reifenden Samen schon außerordentlich dicht aneinandergedrängt die ganze Oberfläche der Plazenta. Die bei der Reife einsetzenden Schrumpfungen der Plazenta, die dadurch bedingte Volums- und Oberflächenverkleinerung derselben, oft bis auf die Hälfte der ursprünglichen, müssen dazu führen, daß die Samen sich passiv abtrennen, sich losreißen von der Plazenta. Es ist nun allerdings schwer zu sagen, ob dies die einzigen Ursachen der Ablösung der Mohnsamen sind. Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß auch hier noch fermentative Vorgänge eine gewisse Rolle spielen, ähnlich wie wir sie beim reinen Turgormechanismus mit reiner Tekolyse erörtert haben; denn scharfe Grenzen und reine Typen kennt ja die Natur nicht.

Von anderen Pflanzen, die ich untersucht habe und die hier anzureihen sind, nenne ich: *Primula elongata, Primula elatior, Hypericum calycinum, Oenothera Lamarckiana, Nicotiana affinis, Digitalis purpurea, Verbascum thapsiforme* und *Campanula trachelium.*

Cruciferae.

Cardamine impatiens.

Die Pflanze gehört zu den Turgeszenzschleuderern, d. h. zu jenen Pflanzen, die die Verbreitung ihrer Samen durch Mechanismen bewirken, welche in ihrer Wirkungsweise auf der Turgorkraft gewisser Gewebe der Frucht beruhen. Overbeck (I.) hat die Wirkungsweise in diesem speziellen Falle studiert und kommt zu folgendem Ergebnisse.

Bei völliger Fruchtreife erfolgt eine Ablösung der beiden Klappen der Schote von der stehenbleibenden Scheidewand an gut vorgebildeten Trennungsgeweben. Diese Klappen rollen sich bei der Ablösung infolge des in ihren Geweben wirksamen großen Turgordruckes mit großer Heftigkeit uhrfederartig nach außen ein. Dabei werden die Samen von ihren Plazenten getrennt, und zwar in erster Linie dadurch, daß »unter den Klappen ein saugender Luftwirbel entsteht, durch den die leichten, flachen Samen mitgeführt werden«, und in zweiter Hinsicht deshalb, weil manche Samen infolge Klebrigkeit ihrer Schleimschicht an den Klappen haften und bei deren Einrollung von den Plazenten gerissen werden. Über die Samenablösung selbst sagt der Autor nichts.

Bei genauer Untersuchung findet man nun die Samen an einem ziemlich langen Funikulus, der in Samennähe wieder in einer Einschnürung eine mechanisch schwache Stelle zeigt. Und hier erfolgt tatsächlich immer die Trennung. Die Zellen zeigen jedoch an dieser Einschnürungszone keine besonderen Eigenschaften, wie sie uns für tekolytische Ablösungen bereits geläufig sind. Und in der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tat liegt auch hier keine aktive Samenablösung vor. Läßt man nämlich an völlig reifen Schoten durch Festhalten der Klappen die Einrollung langsam vor sich gehen, so bleiben in allen Fällen, auch bei längerem Zuwarten, die Samen an der Plazenta. Die Abtrennung ist rein passiv gewährleistet durch die Schleuderkraft der abrollenden Klappen. Ob aber nicht an Tekolyse in vielleicht geringstem Ausmaße zu denken ist, will ich nicht von der Hand weisen, um so mehr, als man beobachten kann, daß die Abtrennung die beteiligten Zellen vollständig intakt und rund läßt und faßt niemals zerreißt oder sonstwie mechanisch verletzt.

Ähnliche Ablösungseinrichtungen fand ich bei *Cheiranthus Cheiri* und *Capsella bursa pastoris*.

Euphorbiaceae.

Euphorbia cyparissias.

Euphorbia sorgt im wesentlichen genau so wie *Cardamine* durch Abschleudern für die Verbreitung der Samen. Man wird daher von vornherein keine spezielle Differenzierung und Wirkungsweise für die Samenablösung erwarten, da die mechanische Kraft des Fortschleuderns dieselbe sicher bewirkt. In der Tat ist auch hier lediglich die passive Abschleuderung für die Abtrennung der Samen maßgebend. Die völlig reife Frucht zerfällt in die sie zusammensetzenden drei Karpidenteile, wobei jedes Karpid noch in mehrere Teile zerspringt. Dieser Prozeß geht mit ziemlich großer Energie vor sich und bringt die in jedem Fach in der Einzahl vorhandenen Samen in einem für die relativ kleine Pflanze ziemlich ansehnlichen Umkreis zur Ausstreuung. Same und Frucht sind verbunden durch einen Funikulus, der keilförmig zwischen eigentlichem Samen und dessen Karunkula zu liegen kommt. Und jene Stelle, wo Funikulus- und Samengewebe ineinander übergehen, ist wieder die mechanisch schwächste der ganzen Verbindung von Frucht und Samen, da es nur eine oder wenige Zellreihen sind an der Schneide des wie ein Keil zulaufenden Funikulus, welche die Verbindung herstellen. Die Zellen sind klein, dünnwandig und plasmareich an dieser Stelle; doch wird auch Tekolyse nur in Spuren anzunehmen sein, da die Kraft der Samenabschleuderung, wie schon oben bemerkt, sehr groß ist und sicherlich genügt, den Widerstand dieses verbindenden Gewebes zu überwinden. Die Untersuchung abgeschleuderter Früchte und Samen zeigt zwar keine Abrundung der entsprechenden Zellen, doch auch zerissene Elemente — mit Ausnahme des immer mechanisch getrennten Gefäßbündels — sind sehr selten, was wieder nur beweist, daß eine genaue und prozentuelle Aufteilung des Endergebnisses auf die einzelnen dabei wirksam gewesenen Faktoren nicht angängig ist.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Ricinus communis*.

Papilionaceae.

Phaseolus multiflorus.

Die Samen dieser Pflanze und ebenso der meisten anderen Papilionaceen zeigen eine ovale Einbuchtung an der Stelle, wo der Funikulus ansetzt. Am Grunde dieser Einbuchtung findet sich eine doppelte Lage von Pallisadenzellen, jener epidermoidalen Schichte der Samenschale, die in ihrer Ausbildung für die Samen dieser Familie typisch ist. Der Funikulus ist gerade bei diesem Objekt ein außerordentlich mächtiger Gewebekomplex, der an jener doppelten Pallisadenschichte mit einem sehr kleinzelligen, höchstens drei bis vier Zellagen dicken Parenchym beginnt, an das sich ziemlich unvermittelt ein sehr interzellularenreiches Gewebe großer, langgestreckter, mäßig verdickter Zellen anschließt, das für den ganzen übrigen Teil des Nabelstranges charakteristisch ist. Ein mächtiges Gefäßbündel versorgt den relativ großen Samen mit den nötigen Nährstoffen. Untersucht man völlig ausgereifte Früchte unserer Pflanze, so findet man den Samen in fast allen Fällen noch an der Plazenta haften, selbst wenn die Hülsen schon aufgesprungen sind. Die Abtrennung der Samen hängt zusammen mit den nach völliger Reife einsetzenden Vertrocknungs- und den Hand in Hand gehenden Schrumpfungserscheinungen von Frucht und Samen, wenn wir absehen wollen von zufälligen mechanischen Ursachen von außen, die eine Abtrennung herbeiführen können. Diese einsetzende Vertrocknung bedingt nämlich in erster Linie eine erhebliche Gestalts- und Volumsveränderung des mächtigen Funikulus. Derselbe schrumpft infolge seines eben beschriebenen Aufbaues aus lockerem Parenchym sehr stark zusammen, in extremen Fällen bis fast auf die Hälfte seiner ursprünglichen Größe, wie man sich durch Messungen überzeugen kann. Es ist selbstverständlich, daß dieser Vorgang starke Spannungsdifferenzen zur Folge hat, im besonderen gegen jenes kleinzellige Parenchym, das, dem Funikulus zugehörig, unmittelbar an den Samen angrenzt, denn dieses letztere Gewebe ist aus eng aneinanderliegenden Zellen aufgebaut und Schrumpfungen daher in nicht so weitgehendem Maße ausgesetzt. Dazu kommt, daß das starke Gefäßbündel am Rand und nicht zentral im Funikulus gelegen ist, was immerhin einige mechanische Widerstandsfähigkeit bedeuten würde, weil jenes sich nie so zusammenziehen könnte als das lockere Funikulusparenchym. So kommt es also zu einer Trennung der Zellen an jener Stelle, wo das lockere großzellige und das dichte kleinzellige Gewebe aneinandergrenzen. Das im allgemeinen mächtige Gefäßbündel zeigt gerade an dieser Stelle eine auffällige Schwächung in seiner Dickendimension, so daß es bei der allgemeinen Vertrocknung und den auftretenden Verzerrungen leicht abgetrennt wird.

Bei dieser Trennung bleibt das kleinzellige Parenchym am Samen als sogenannter Nabelpolster (Callus umbilicalis sive funicularis [Harz, I.]) zurück und kann erst wieder nach gänzlicher

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Vertrocknung und Schrumpfung desselben leicht vom Samen weggewischt werden. Auf diese Weise erklärt sich das gerade bei *Phaseolus* so schön glatt ausgebildete Samen-Hilum.

Ich möchte bemerken, daß ich in meinen Schilderungen über den passiven Ablösungsmodus bei *Phaseolus* im wesentlichen übereinstimme mit den Beschreibungen von Dahmen (I.), die dieser Autor in seiner Arbeit über die rein passive Samenablösung von *Pisum sativum* gibt.

Desmodium oxyphyllum.

Dieses Objekt hat Bruchfrüchte und zeigt in den einsamigen Gliedern im wesentlichen alle Details der Samenablösung mit den dazugehörigen anatomischen Befunden, wie ich sie eben für *Phaseolus* umständlich geschildert habe. Man erkennt bei dieser Samenablösung sehr gut, daß die Trennung in der Mitte der Ansatzfläche des Funikulus beginnt, da dort die Schrumpfungsspannungen scheinbar am größten sind, und daß jener Rand sich zuletzt abtrennt, in dem das Gefäßbündel seinen Verlauf nimmt. Ich führe dieses Beispiel an, weil es zeigt, daß auch einsamige Früchte Samenablösungen zeigen können, daß wir, was ich schon wiederholt betont habe, niemals Regeln oder Schemata aufzustellen imstande sind.

Galega officinalis.

Die Früchte dieser Pflanze sind insoferne bemerkenswert, als die Lage der Samen darin in bezug auf Funikulus und Plazenta als eine besondere bezeichnet werden muß. Der Nabelstrang ist ziemlich lang und zeigt eine Gestalt, die etwa an ein Droseratentakel erinnert. Mit seiner löffelförmigen Verbreiterung, und zwar durch eine gedrehte Stellung, mit dessen Fläche, liegt er dem Samen seitlich an. Gibt man den dünnen Funikulus nach seiner Ablösung zwischen Objektträger und Deckglas unter das Mikroskop, so findet man begreiflicherweise keine Ablösungsstelle, da sie nach der eigenartigen Ausbildung des Nabelstranges immer flach liegen, dem Objektträger oder Deckglas zugewendet sein muß. Daraus könnten sich bei nur flüchtiger Betrachtung Trugschlüsse ergeben, um so mehr, als die Epidermiszellen des Funikulus ganz eigenartig papillenförmig vorgewölbt erscheinen und dadurch merkwürdige Trennungszellen vorspiegeln könnten.

Was nun die Ablösung betrifft, so ist bei genauer Untersuchung zu erkennen, daß tekolytische Vorgänge in der verbindenden Gewebeschicht eine Rolle spielen. Die Samenablösung erfolgt nämlich aktiv gleich nach der Reife und hat nichts mit Vertrocknungs- und Schrumpfungsbewegungen zu tun, zumindest in keiner allzu nennenswerten Form. Die Ablösung erfolgt vorzüglich durch Tekolyse in dem Trennungsgewebe, das die Verbindung herstellt zwischen Samen und Frucht und kleinere Zellen zeigt mit reinen Zellulosewänden, was von den anderen Teilen des Funikulus nicht behauptet werden kann. Das Gefäßbündel wird mechanisch dabei getrennt.

Sophora japonica.

Die einzelnen Glieder der fleischigen Früchte dieser Pflanze enthalten einen bis mehrere Samen. Eine Öffnung der Früchte erfolgt nicht; wir werden daher auch keine Samenablösung erwarten. In der Tat erfolgt die Trennung von Frucht und Samen sehr spät und nur bewirkt durch äußere Kräfte, durch Zerstörung der wenig widerstandsfähigen Fruchtwände. Vielfach werden die Früchte erst von den Frühjahrsstürmen von den Bäumen gerissen und in dieser Zeit zeigen sie sich schon stark angegriffen. Sie sind verfault und quatschig, so daß es nur noch einiger weniger Regengüsse und mechanischer Anstöße bedarf, um die außerordentlich harten und resistenten Samen in Freiheit zu setzen. Es kann hier von keiner aktiven, auch nicht von einer passiven Trennung der Samen von der Frucht gesprochen werden, da diese Trennung zugleich mit der gänzlichen Zerstörung der Frucht Hand in Hand geht.

Gleditschia triacanthos.

Die überaus großen, außerordentlich gerbstoffreichen Früchte dieser Pflanze zeigen die beiden Hülsenteile streng miteinander verklebt, so zwar, daß nur Höhlungen übrig bleiben, die, schon außen als blasige Auftreibungen zu sehen, innen die Samen enthalten. Dieselben können nur durch Zerstörung oder mechanische Sprengung der Hülsen durch Außenkräfte frei werden. Trotzdem finden wir absonderlicherweise die Samen dieser Früchte gleich nach dem Reifungsprozeß völlig abgetrennt von der Plazenta in ihren Höhlungen liegen. Diese unerwartete Erscheinung ist nicht bedingt durch einen aktiven Trennungsmechanismus, sondern beruht ganz einfach darauf, daß die Funikuli in diesem Falle außerordentlich lange und dabei fadendünne Gebilde sind, die sofort nach der Fruchtreife und Funktionsverlust vertrocknen, schrumpfen und dabei reißen, da die Samen und Plazenten mechanisch weitaus besser gesichert sind als diese schwächlichen Nabelstränge. So finden wir eine passive Samenabtrennung bei dieser Pflanze, die jedoch nicht von allzu großem Werte sein kann, da bei der eigentümlichen Organisation der Frucht eine schnelle Verbreitung der Samen nicht stattfinden kann.

Laburnum anagyroides.

Im Frühjahr, im Sommer und noch im Herbst kann man die Hälften von Hülsen dieser Pflanze (und in ebenso ausgezeichneter Weise von *Robinia pseudacacia*) finden, die fast alle Samen noch in der Fruchthälfte, an den starken Funikuli haften zeigen, trotz des oft sicherlich weiten Weges, den diese Fruchtteile zurückgelegt haben, trotz vieler mechanischer Angriffe, denen sie ausgesetzt gewesen waren. Es erfolgt keine aktive Abtrennung der Samen bei unserem Objekte, ja der Verband von Frucht und Samen ist ein so fester, daß ein ungewöhnlich langer Zeitraum vergeht, bis es auf

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die mechanische und chemische Wirkung von Außenfaktoren hin, für die Atmosphärilien und Mikroorganismen neben zufälligen mechanischen Einwirkungen besonders angeführt sein mögen, rein passiv zu einer Trennung von Frucht und Samen kommt und damit der Einzelverbreitung der Samen der Weg geebnet ist.

Von Papilionaceen wurden noch untersucht und zeigen ähnliche, beziehungsweise die Typen verbindende Verhältnisse: *Robinia pseudacacia, Robinia glutinosa, Sophora flavescens, Laburnum alpinum, Desmodium canadense, Petteria ramentosa, Baptisia australis, Colutea arborescens, Cercis Siliquastrum, Caragana arborescens, Astragalus falcatus.*

IV. Zusammenfassung.

Die in dieser Arbeit gewonnenen Ergebnisse lassen sich unter Benützung der Mühldorf'schen Terminologie allgemein etwa in folgenden Sätzen wiedergeben:

1. Die Samen pflanzlicher Organismen werden frei entweder nur durch die völlige oder wenigstens teilweise Zerstörung der dieselben enthaltenden Frucht; oder dieses Freiwerden erfolgt zu einer Zeit, da die Frucht selbst noch in ihren Hauptteilen existiert. Im letzteren Falle haben wir es mit der eigentlichen Samenablösung zu tun.

2. Diese Samenablösung im engeren Sinne erfolgt entweder in dem Samen und Karpid verbindenden Gewebe, in dem ohne besondere Ausbildung die Zellen durch passive Trennungsmechanismen (d. h. durch Zuhilfenahme fremder, nicht diesem Gewebe zugeordneter Kräfte) zum Auseinanderweichen gebracht werden; oder die Dehiszenz der Samen erfolgt in diesem verbindenden Gewebe, das besonders darauf eingerichtet erscheint (Trennungsgewebe), durch aktive Trennungsmechanismen.

3. Für die passiven Mechanismen kommen sowohl in der Pflanze selbst gelegene Kräfte in Betracht (Schleuderkräfte, Schrumpfungsspannungen u. dgl.), aber auch der Pflanze fremde, äußere (mechanische Wirkung des Windes, chemische Einwirkung der Atmosphärilien u. s. w.); unter den aktiven Ablösungsmechanismen ist in erster Linie der Turgormechanismus in Betracht zu ziehen, dessen Kraft dem Turgor der Zellen des Trennungsgewebes entstammt.

4. Bei den passiven Mechanismen geht die Trennung meist quer durch die Zellen hindurch, wobei die Zellwände einfach zerrissen werden: Rhexolyse; bei der aktiven Samenablösung spielt wohl Lösung der Mittellamellen der Zellen die Hauptrolle: Tekolyse. Doch kann eine scharfe Trennung der Ablösungsvorgänge in aktive und passive und der dabei wirksamen Mechanismen keinesfalls vorgenommen werden. Es ist viel eher anzunehmen,

daß die Vorgänge in fast jedem Falle mehr oder minder gemischt auftreten.

5. Eine Auflösung von Zellen oder gar ganzer Gewebe (Histolyse), wie dies bei der Ablösung von Blütenstielen und Blättern bestimmter Pflanzen beobachtet werden kann, ist bei der aktiven oder passiven Samenablösung niemals zur Beobachtung gelangt.

6. Kommen eigene Trennungsgewebe zur Ausbildung, so sind dieselben immer im Verlaufe der Entwicklung des Samens, beziehungsweise der Frucht parallel mit diesen entstanden, also primär; ein sekundäres Trennungsgewebe ist in keinem Falle zur Beobachtung gelangt.

7. Die definitive Trennung von Frucht und Samen erfolgt bei aktiven Trennungsmechanismen meist unmittelbar nach der völligen Fruchtreife; bei passiven Mechanismen vergeht aber oft eine sehr geraume Zeit bis dahin.

8. In Übereinstimmung mit Netolitzky (I.) wurde bei keinem der untersuchten Samen am Hilum ein Kork- oder Kutikularverschluß beobachtet, so daß also der Weg für das Wasser zur Quellung des Samens in jedem Falle frei ist.

9. Die Untersuchungen zeigen im besonderen die biologische und ökologische Bedeutung der Ablösung pflanzlicher Samen, für welche die endgültige Trennung von Frucht und Samen als wesentlich erscheint, ohne daß den speziellen Ausbildungen der dabei beteiligten Gewebe und wirksamen Kräften allzu große Bedeutung bei der Einschätzung des Phänomens als solchen zuzumessen ist, und stehen in bezug auf Terminologie und Wertung der gewonnenen Ergebnisse im engsten Zusammenhang mit der erst jüngst erschienenen Arbeit von Mühldorf (I.).

10. Die vorliegende Arbeit stützt sich auf Beobachtungen an etwa 80 Pflanzen, von denen nur etwa ein Drittel als besonders hervorstechende Typen hier näher beschrieben sind.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literaturverzeichnis.

Bretfeld V.

1. I. Über Vernarbung und Blattfall. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, p. 133.)

Dahmen M.

2. I. Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Funiculus der Samen. (Diss. Erlangen 1891. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIII, Heft 3.)

Fehér D.

3. I. Untersuchungen über den Abfall der Früchte einiger Holzpflanzen. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1925, Bd. XLIII, Heft 2, p. 52.)

Hannig E.

4. I. Untersuchungen über das Abstoßen von Blüten unter dem Einfluß äußerer Bedingungen. (Zeitschrift f. Bot., 1913, Bd. V, p. 417.)

Harz C. O.

I. Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin 1885.

Höhnel, Fr. v.

6. I. Über den Ablösungsvorgang der Zweige einiger Holzgewächse und seine anatomischen Ursachen. (Mitteilungen aus d. forstl. Versuchswesen Öst., 1878, p. 255.)

7. II. Weitere Untersuchungen über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen. (Bot. Zentralbl., 1880, p. 177.)

John A.

8. I. Beiträge zur Kenntnis der Ablösungseinrichtungen der Kompositenfrüchte. (Beih. z. Bot. Zentralbl., 1921, Bd. XXXVIII, p. 182.)

Kisser J.

9. I. Leitfaden der botanischen Mikrotechnik. Jena 1926.

Kubart B.

10. I. Organische Ablösung der Korollen nebst Bemerkungen über die Mohl'sche Trennungsgeschichte. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, 1906, Bd. CV, 1. Abteilung.)

Löwi E.

11. I. Untersuchungen über die Blattablösung und verwandte Erscheinungen. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. i. Wien, 1907, Bd. CXVI, 1. Abteilung.)

12. II. Über eine merkwürdige anatomische Veränderung in der Trennungsschichte bei der Ablösung der Blätter. (Öst. Bot. Zeitschrift, 1906, Bd. LVI.)

Mohl, H. v.

13. I. Über die anatomischen Veränderungen des Blattgelenkes, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. (Bot. Zeitg., 1860, p. 1 und 9.)

14. II. Einige nachträgliche Bemerkungen dazu. (Bot. Zeitg., 1860, p. 132.)

15. III. Über den Ablösungsprozeß saftiger Pflanzenorgane. (Bot. Zeitg., 1860, p. 273.)

Molisch H.

16. I. Untersuchungen über Laubfall. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. i. Wien, 1886, Bd. CIII, 1. Abteilung.)

17. II. Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. (5. Aufl., Jena 1922.)

18. III. Mikrochemie der Pflanze. (3. Aufl., Jena 1922.)

19. IV. Anatomie der Pflanze. (2. Aufl., Jena 1922.)

Mühldorf A.

20. I. Über den Ablösungsmodus der Gallen von ihren Wirtspflanzen nebst einer kritischen Übersicht über die Trennungserscheinungen im Pflanzenreiche. (Beih. z. Bot. Zentralbl., Bd. XLII, Heft 1/2, p. 1.)

Namikawa J.

21. I. Über die vorzeitige Abstoßung der jungen Früchte von *Malus communis*. (Jour. Coll. Agric. Hokkaido J. Univ. 1922. Bd. XI, p. 1, ref. Bot. Zentralbl., Bd. CXLI, p. 112.)

Netolitzky Fr.

I. Anatomie der Angiospermensamen. (Bd. X Linsbauers Handbuch für Pflanzenanatomie.)

Overbeck Fr.

23. I. Über den Mechanismus der Samenausschleuderung von *Cardamine impatiens* L. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1925, Heft 9.)

24. II. Zur Kenntnis des Mechanismus der Samenausschleuderung von *Oxalis*. Jahrb. f. wiss. Bot., 1923, Bd. LXII, p. 258.)

Vrgoč A.

I. Das Trennungsgewebe einiger offizineller und nichtoffizineller Kompositenfrüchte. (Ber. d. Öst. Pharm. Ges., 1922, Bd. XXXII, p. 176.)

Wiesner, J. v.

26. I. Untersuchungen über die herbstliche Entlaubung der Holzgewächse. (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, 1871.)

27. II. Über Laubfall. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1904, p. 64.)

28. III. Über den Treiblaubfall. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1904, p. 316.)

29. IV. Über den Hitzelaubfall. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1904, p. 501.)

30. V. Über den Frostlaubfall. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1905, p. 49.)

31. VI. Die biologische Bedeutung des Laubfalls. (Ber. d. D. Bot. Ges., 1905, p. 172.)